HISTOIRE DU PROBLÈME DE LA FEUILLE

par

H. UITTIEN (Deventer).

1. Introduction.

La forme est le phénomène de la vie le plus important. Aussi on pourrait croire que toute étude biologique devait commencer par la forme. En effet aucune fonction n'est imaginable indépendante de la forme, tandis qu'on peut étudier la forme indépendemment de la fonction, par exemple à des objets morts. Cependant depuis S a c h s le botaniste moderne est tellement possédé par les conceptions matérialistes et mécaniques, qu'il veut aussi expliquer causalement les formes organiques en oubliant que, même si toutes les formes sont matérielles, cela ne veut pas nécessairement dire que les lois physiques et chimiques qui dominent la matière sont capables d'expliquer la forme, c.à.d. l'organisation des êtres vivants. A l'aide de briques on peut bâtir des bâtiments les plus divers, mais on peut aussi bien construire ces mêmes bâtiments de bois ou de pierre naturelle: le matériel employé n'explique pas le projet de l'architecte. Ce n'est qu'en le contemplant et en le comparant à d'autres qu'on arrive à mieux le comprendre (v o n V e h, p. 139). La forme („type" ou „idée" dans la conception platonique) est indépendante de la matière. Elle est ce qui reste. C'est par la forme que passe le courant de la cause et de l'effet, comme l'eau passe par un endroit clair d'une rivière (C a r u s). La forme présente un des problèmes les plus difficiles de la biologie. Le physiologue et le morphologue (deux extrêmes psychologiques) commencent pour ainsi dire aux deux extrémités de la nature, chacun à sa manière (T r o l l, M e y e r), l'un avec sa méthode physique et chimique, l'autre avec sa méthode comparative. Au domaine du premier appartient tout ce qui est dynamique: le métabolisme et la croissance, au domaine du second ce qui est statique: la forme.

Que la feuille est la partie principale de la plante, sur cela les physiologues et les morphologues sont d'accord. Le premier la considère comme un organe qui a pour fonctions principales la CO_2-assimilation et l'évaporation. Depuis G o e t h e le second

considère tous les appendices de la tige, aussi bien les sépales que les pétales ainsi que les organes sexuels comme des feuilles métamorphosées. Même, sous l'impression de la phyllotaxie des frères Bravais, Nees d'Esenbeck croyait que „la plante n'est rien d'autre qu'une unité de feuilles reliées entre-elles par un ordre défini". C'est pourquoi on peut aisément considérer la morphologie de la feuille comme le problème central de toute la morphologie. Il est intéressant de se rendre compte comment dans le courant des temps on a essayé d'approcher ce problème de divers côtés. Cela pourrait apporter quelque lumière sur les différentes tendances de l'étude scientifique et sur les manières de penser qui sont caractéristiques pour les différentes périodes.

2. Les anciens.

Les oeuvres des Grecs et des Romains ne m'ont pas appris beaucoup de choses importantes. On attendrait comme toujours le plus de Théophraste, puisque les autres auteurs, comme Dioscoride et Pline, se sont orientés trop sur le côté pratique, en premier lieu sur le côté médical de la botanique. Quand, dans son Histoire des Plantes, Lib. I, cap. 1 et 2, il fait des vains efforts pour comparer les plantes et les animaux, sa conclusion est que feuilles, pousses, inflorescences, fleurs et fruits ne peuvent réellement être considérés comme des parties („meros") d'une plante, parce que souvent ils ne restent qu'une année et sont remplacés par d'autres et sujet à de sensibles changements de nombre. Il regrette cela, parce que ces parties sont de celles qui comptent parmi les plus importantes pour la croissance et la reproduction, mais il n'en savait que faire. Le problème philosophique, ce qu'on peut appeler une partie et ce qui n'est pas une partie, reste irrésolu.

Quamobrem siquis partes haec esse asserat; cum partium multitudinem incertam (nullo certo fine determinatam), tum partem nunquam eandem esse sequetur. Sin autem partes esse negaverit, continget protinus, ut eae partes minime sint, quibus plantae perfectae redduntur (eveniet, eas non esse partes, per quas ipsae partes perficiuntur), talesque esse spectantur. Quippe omnes cum germinant, virent, fructum gerunt, pulchriores atque perfectiores, et sunt et esse videntur. Hae fere sunt in his ambiguitates.

La traduction latine est de Bodaeus à Stapel et correspond très bien avec la traduction anglaise de Sir A. Hort. Il n'y a aucune différence entre leur manière de comprendre le texte grec. D'ailleurs Théophraste ne fait que très peu d'attention à la feuille. La langue grecque ne connaît pas d'expres-

sions spéciales pour différents types de feuille. A côté de „phyllon" on trouve „pétalon" (plus poétique) pour la même idée. On a bien des mots spéciaux pour la feuille du figuier („thrion") et pour la feuille de vigne („oinaron"). Strömberg (p. 143—144) explique ce manque d'expressions spéciales à ce que les feuilles ont moins d'utilité pratique que par exemple les fruits et que le mot „feuille" pour les légumes verts évoque plutôt une idée de matière qu'une idée exprimant un objet ou une forme. Quoi qu'il en soit tout cela ne fait pas preuve d'une claire conception morphologique. Du reste il y a seulement quelques années j'entendis dire par un philosophe de profession et réputé que la feuille serait une partie „accessoire" de la plante.

3. Téléologie anthropocentrique.

La conception téléologique de la nature n'est en elle-même pas à rejeter, ni anti-scientifique. Même elle se prête très bien à un examen critique et on peut la défendre du point de vue heuristique. La théorie que tout dans la nature soit utile est certainement susceptible à une discussion. En premier lieu on doit se rendre compte que l'utilité ne doit pas se rapporter à l'homme mais à la plante. Ensuite il va de soi que du point de vue de l'efficacité chaque finesse de structure ne peut être parfaite, ce qui est prouvé par le fait que chez la même espèce même entre individus croissant ensemble il y a de nombreuses différences de forme, de couleur, de poils, etc., dont il ne peut être qu'un seul qui puisse être parfait. On reconnaîtra que beaucoup de particularités ne doivent pas absolument avoir une utilité définie, au plus elles ne sont pas nuisibles. Cependant celui qui n'a pas l'habitude d'approfondir les problèmes d'histoire naturelle est trop vite disposé de se contenter d'une utilité qu'il a inventée lui-même et qu'il n'a pas démontrée par des expériences ou par un examen plus approfondi. Si une fois on a mis le pied sur cette route qui présente la moindre résistance et qui exclut l'autocritique, alors les explications les plus enfantines apparaissent, explications qui sont peut-être bonnes pour inspirer le respect pour la nature aux enfants de l'école primaire, mais qui ne résistent pas à la critique scientifique. Cette manière de pratiquer la méthode téléologique est e.a. appliquée par un des pères de l'église, Saint Ambroise de Milan (333—397).

Son chef d'oeuvre littéraire, dans lequel il cite cent fois Virgile, est son „Exameron", une série de neuf sermons ou homilies, qu'il a prêchés vers 389 pendant six jours de jeûne. Dans liber III, cap. 14 il dit: „La feuille de vigne est divisée en trois parties pour donner aussi bien du soleil que de l'ombre. La lobe du milieu présente

plus de beauté que de couverture. Elle ressemble à une médaille d'honneur („bravium") pour indiquer que le raisin est le champion de tous les fruits. Aussi la feuille de figue est magnifique, bien que le contour et l'extrémité ne soient pas si beaux. Elle est plus forte qu'élégante, elle protège contre le mauvais temps et contre la grêle, et à travers ses incisions le soleil tombe pour mûrir le fruit".

Denique doceat nos pampinus naturae gratiam, et divinae sapientiae interna mysteria. Videmus enim ita scissum atque divisum, ut trium foliorum speciem videatur ostendere, ita pars media distincta est, ut nisi inferioribus haereret, separata spectantibus videretur. Ea autem ratio videtur servata naturae, ut et solem facilius admittat, et umbram obtexat. Denique procerius media pars ejus extenditur, et in ipsa summitate tenuatur ut plus pulchritudinis quam tegumenti praeferat: Etenim bravii speciem videtur effingere, significans quod uva inter pendentes caeteros fructus habeat principatum, cui tacito quodam judicio naturae; sed evidenti indicio innascitur species et praerogativa victoriae. Secum igitur habet bravium suum, quo et munimen sibi praebetur adversum injurias aeris, pariterque imbrium violentiam, et impedimentum non affertur ad recipiendum solis calorem, quo tepefacta alitur, coloratur, augetur.

Ficulneae quoque folium, aeque prope ut pampinus, quadrifida interscinditur divisione: quod eo clarius videtur, quo majus est folium, sane non ita ut pampinus vel ora omni, vel summitate crispanti. Sicut enim in ficulneae folio crassitudo validior, ita ut in pampino species elegantior. Crassitudo igitur folii proficit ad tempestatis injuriam repellendam, intercisio ad fructus gratiam vaporandi. Denique hoc genus pomi grandinem non cito, maturitatem cito sentit: quia et latere videtur adversum injurias, et patere ad gratiam. Quid ego foliorum describam diversitates quemadmodum alia rotunda, alia longiora, alia flexibilia, alia rigidiora sint, alia nullis facile ventis labentia, alia quae levi motu decutiantur aurarum?

On peut trouver une traduction allemande dans Niederhuber.

En effet c'est une adaptation d'un pareil „Hexaemeron" d'un père d'église grec plus ancien, Saint Basilius Magnus (329—379). Celui-ci déclare que des arbres avec des fruits doux comme la figue ont une feuillée plus close et que des arbres avec des fruits durs, comme le noyer, ont une feuillée plus légère, parce que les fruits de ceux-ci ont plus besoin de protection que les fruits de ceux-là. Après avoir dit cela, il continue (liber V, cap. 8):

Quomodo diffissum sit vitis folium, ut uva et aeris injuriis restitat, et radium solis per illius raritatem ubertim suscipiat. Nihil sine causa.

On trouve une traduction allemande chez Stegmann.

Il ne faut pas diminuer l'importance de leur influence sur la manière de penser au Moyen-Age. Il me faudrait trop de place pour citer plus de représentants de cette école téléologique. Jusqu'à présent il n'est pas difficile de rencontrer de pareilles idées dans des oeuvres populaires ou pseudo-scientifiques. L'explication de Kerner von Marilaun des incisions de la feuille ne diffère pas du tout de celle des Saints Basilius et Ambrosius. Hansgirg a composé tout un système de formes de la feuille sur cette base. Celles qu'il ne peut classer dans aucune de ses rubriques s'appellent „feuille de vent" („Windblätter"), par exemple *Fragaria*, *Urtica*, *Eupatorium*, *Aesculus*, *Astilbe*, *Phragmites*, *Crocus*, *Juncus*, etc.

On a surtout fait des efforts acharnés à vouloir expliquer la forme cordée de la feuille des plantes grimpantes et des lianes. Schenck a été le premier à porter le problème à l'ordre du jour. Il dit p. 14—15: „La ressemblance de la forme des feuilles des plantes volubiles de très différentes familles est souvent tellement trompeuse qu'on doit recevoir l'idée que la forme cordée doit être le plus efficace pour les plantes grimpantes". Lindman et Fothergill ont fait des efforts pour l'expliquer téléologiquement. Stahl cherchait l'utilité de la „Träufelspitze" mais Shreve a combattu ses conclusions. La question a été largement discutée aux p. 451—465 de ma thèse, où j'ai tâché de donner une explication morphologique.

4. La méthode mathématico-causale.

Habenicht croyait qu'on pourrait trouver les forces qui causent la forme de la feuille en établissant une équation pour le contour du limbe, juste comme on peut dériver le nombre et la puissance des forces actives de la formule de l'orbite d'une planète. Pour le contour du limbe d'une espèce d'*Oxalis* il trouve la formule suivante:

$$r = 4\,(1 + \cos 3\varphi) + 4 \sin^2 3\varphi$$

$r = 4\,(1 + \cos 3\varphi) - 4 \sin^2 3\varphi$ est la formule pour une espèce de Melilotus. La première est une plante poussant à l'ombre, la seconde au soleil. La différence des deux formules: $8 \sin^2 3\varphi$ doit donc „rendre l'influence retardante du soleil sur la croissance". Pour dériver de cela les forces qui déterminent les formes de la feuille, il faut certainement disposer des procédés élevés de Nostradamus, remarque Seybold.

5. **La méthode physico-causale.**

La première exposition détaillée sur les forces déterminant la forme date du 13e siècle. Albertus Magnus (1193—1280) traite des formes de la feuille dans Cap. 2 et 3 de Liber II de son „De vegetabilibus" (Meyer-Jessen, p. 142—148). Suivant Aristote il explique tous les changements et toutes les formations par les quatre éléments: l'eau, la terre, l'air et le feu et par les différents degrés de cuisson, comme molinsis, pepansis, etc. La feuille se forme de la vapeur humide et de la matière sèche de la terre. Les feuilles ont passé le stade de molinsis, comme les fruits celui de pepansis:

Folium exoritur ex vapore humido permixto, et passo a sicco terrestri faeculento. Et videntur omnia folia molinsim esse passa, sicut et fructus completi sunt per pepansim. (§ 100, p. 142 de Meyer-Jessen).

La feuille s'élargit par l'eau et se rétrécit de nouveau par le manque de matière. C'est par la chaleur que se forme la pointe:

Ab humido quidem aqueo facilem habet dilatationem, et a defectu materiae in superioribus habet constrictionem; a calore autem movente ipsum superius constringitur in acumen, quasi in punctum sit coarctatus (§ 104).

C'est la cause que la plupart des feuilles sont oblongues et rétrécies des deux côtés:

Et haec est causa, quod, ut in pluribus, folia perfectarum plantarum et majorum figuram habent, quae componitur ex duabus aequalibus proportionibus duorum arcuum ex una linea recta inferius egredientibus, et superius in puncto convenientibus (§ 104).

La nervature naît de la matière terreuse et sèche qui n'est pas bien mêlée avec de l'humidité:

Venae autem, quae sunt in foliis, et reticulatio causantur ex terrestri sicco, et quod non bene cum humido aqueo in complexione folii permixtum est (§ 105).

Ensuite sont successivement expliquées les formes de la feuille du chêne, de l'érable, de la vigne (§ 105), des plantes aquatiques comme le nénufar, le buis, la mauve, des feuilles incisées à l'extrémité comme le trèfle et le mélilot (§ 106). Les feuilles trifides comme celle de la vigne, figue et érable sont expliquées par la quantité par trop grande de liquide délayé ou de mucilage, qui n'a pas assez d'un pore:

Et causa hujus est humor multus aqueus in vite et platano, aut viscositas multa cum abundantia humoris in ficu. Humor enim multus per unum simplicem porum effluere non potest, et ideo erumpit utrinque in vena media folii; propter quod in tres partes dilatatur, cohaerentes tamen juxta cotyledonem folii propter humoris abundantiam ad se fluentis, cui cooperatur vicinitas trium venarum talis folii. Quae venae cum magis distare incipiunt, humor ad se fluere non potest: et ideo trifurcatur folium. Sed in ficu spissius et asperius est folium, eo quod humor viscosior est et terrestrior. Ex eadem causa autem aliquando in radios multos distribuitur folium (§ 107).

Le physiologue moderne travaille avec plus de 4 éléments et avec d'autres forces qu'Aristote, de sorte qu'il ne se contente pas de ces explications causales. Pourtant avec ses 92 atomes et ses molécules, ses différences de potentiel et ses pH il rencontrera les mêmes difficultés que Saint Albertus. C'est un fait qu'il est impossible d'expliquer les phénomènes morphologiques avec des moyens non-morphologiques. On a vu la même chose avec les explications de la phyllotaxie. Braun et Schimper ont mis la base pour la conception morphologique en déterminant les valeurs des divergences et les lois qui en résultent, mais aucun des efforts d'explication causale n'a jamais réussi (von Veh). Hofmeister la chercha dans la place au sommet du méristème, Schwendener dans la pression par le contact des feuilles jeunes: la nouvelle feuille naîtrait toujours au-dessus du plus large intervalle laissé libre par les feuilles anciennes les plus récemment formées; Schumann, van Iterson et Schuepp dans la forme des bases de la feuille. Schoute pensait à la possibilité des matières formatives. Toutes ces „causes" paraissaient être des „effets" ou bien des facteurs indémonstrables. La thèse de Goebel (1905), que „ce qui ne peut pas encore être compris physiologiquement appartient à la morphologie" pourrait mieux être changée en: „cela appartient à la morphologie qui ne peut être compris absolument physiologiquement, c.à.d. causalement" (Troll, 1928, p. 26).

6. La méthode ontogénétique.

La théorie qui prétend qu'il est plus facile de comprendre quelque chose quand on sait comment il se produit, ne tient pas aussi bon pour les plantes que pour les animaux. Il est rare qu'on puisse voir au méristème quelque chose qui ne soit pas plus clairement visible à la partie arrivée au terme de sa croissance. Toujours on voit à une feuille mûre beaucoup qui reste complètement invisible à la jeune feuille. Souvent même l'ontogénie nous induit en erreur. On

n'a qu'à penser aux malentendus concernant l'inflorescence des Boraginacées, que Goebel (1898) considérait comme des grappes dorsiventrales en vertu de l'ontogénie! C'est surtout Velenovsky (I, p. 7—15) qui, dans son livre, jusqu'à présent sans rival, nous a démontré l'absence de valeur de l'ontogénie et de l'anatomie pour l'explication morphologique. Beaucoup de savants français et allemands, e.a. Trécul et Eichler, se sont occupés dans la deuxième moitié du siècle précédent avec l'ontogénie des feuilles, mais après des amples recherches et après de volumineuses publications ils sont arrivés à conclure qu'à vrai dire tout naît d'une tubercule de la même sorte. (Troll, 1931, p. 1031, 1e colonne, d'en bas). Dans l'un cas il se peut que la pointe se développe plus vite, dans l'autre la base, et on peut parler d'un développement basipétal ou acropétal, ou bien il se peut que les rapports de la vitesse de croissance dans la longueur et dans la largeur puissent être différents dans le début ou plus tard; cela n'explique rien. La forme finale n'est pas déterminée par la manière de croître, mais c'est le contraire. Le projet de construction („idée" dans le sens de Plato et de Goethe) se sert de la croissance et de la matière pour atteindre son but final. Sous „forme" on n'entend pas en premier lieu le contour de la feuille, mais surtout la nervature. Goebel (1922, p. 4) fait une tentative étrange quand il essaie de diminuer l'importance de la nervature en déclarant que c'est seulement la manière de croître qui soit importante, quand immédiatement après il continue que c'est à la nervature de la feuille adulte qu'on peut voir comment elle a crû. Cela a l'air comme si quelque chose, qu'on peut voir dans un clin d'oeil, gagnerait en importance, quand après beaucoup de difficultés on arriverait à le regarder par le microscope.

7. La méthode statistique.

Seybold a tâché de donner un aperçu de la répartition des différents types de feuilles dans le système des plantes. Il est d'avis que ce n'est que la statistique qui puisse donner un résultat pour l'explication morphologique. Voulant éviter toute subjectivité il choisit ses groupes d'une manière tout à fait arbitraire, comme il reconnaît lui-même. Ses types sont exclusivement basés sur le contour, parfois sur la consistence de la feuille et il va de soi qu'il n'y a aucune séparation entre les formes homologues et analogues. Ce n'est que par le raisonnement et par la comparaison qu'on arrive à distinguer l'homologie et l'analogie. Or, les réflections raisonnées et le triage comparé sont bien des traits caractéristiques de la morphologie subjective, mais ils sont étranges à la statistique objective. Cela explique le manque de résultat dans ce cas. On ne peut dé-

montrer par la statistique les lois morphologiques. Le principe que la majorité des voix l'emporte ne compte pas, parce que la nature ne connaît pas la représentation proportionelle. Il y a de centaines d'espèces de Crucifères et seulement quelques espèces de Salvadoracées ou Sarcospermacées. Tous les Crucifères ne représentent que le même type et n'auront qu'une voix ensemble, aussi bien que les deux autres familles mentionnées. Les Rosacées, Légumineuses ou Euphorbiacées ont plusieurs types bien différents entre eux et auront par conséquent plusieurs voix. Il est impossible de rendre en chiffres le nombre des types, parce qu'il y a de complètes séries de transition. Le classement en type doit donc être fait avec l'intelligence, c.à.d. il doit être subjectif. Cela enlève toute valeur à la statistique comme méthode à employer.

8. La méthode morphologique.

La méthode morphologique, cherchant à comprendre par la comparaison seule est aussi ancienne que la science elle-même (voir A. Meyer). N'est ce pas que toute la systématique est basée exclusivement sur des affinités de forme? La conception, qu'il existerait aussi un système phylogénique (Hallier, Bessey, et d'autres), est basée sur un malentendu de la fin du siècle précédent et est tout à fait vaincu à présent. On peut beaucoup dire en faveur de la supposition que l'affinité de forme (ressemblance) s'explique par une descendance commune (parenté), bien que la science génétique puisse citer beaucoup d'arguments contre elle, mais toutes les théories et les spéculations phylogénétiques sont fondées sur des résultats et des systèmes morphologiques et ce n'est pas le contraire. Depuis des siècles on a employé la forme de la feuille pour établir des sytèmes. Lobel par exemple a réussi en employant cette manière de faire une distinction nette entre les Mono- et les Dicotylédones, aussi Heister et Boissier de la Croix Sauvage l'ont fait, mais le but de tous les trois était plutôt d'obtenir une classification commode qu'un système naturel. Dans aucun cas ils avaient en vue de trouver l'explication de la forme de la feuille.

Il m'amènera trop loin de mentionner tous les résultats des études morphologiques modernes. Je ne cite pour la morphologie des stipules que les études de Clos, Colomb, Glück, Lubbock, Tyler, Sinnott et Bailey, pour les feuilles pennées et peltées Troll, pour la dérivation de la nervature de la dichotomie des fougères Potonié et Heidenhain, pour la relation entre la ramification de la tige et de l'inflorescence avec la nervature ma thèse, et pour les théories sur l'origine phylogénétique de la feuille je vous renvoie à la littérature paléontologique.

Toujours il paraît que la nervature est le trait caractéristique le plus important. Elle est indépendante du contour de la feuille, qui est tellement variable chez les espèces d'une proche parenté. Pour les feuilles palminerves, qui appartiennent au type avec inflorescence cymeuse, on n'a qu'à penser par exemple aux feuilles étroites des Ranunculacées, *Ranunculus Lingua* et *Anemone integrifolia* aux espèces de *Linum*, à *Drosera longifolia*, etc.

Là où la nervature semble en sérieuse contradiction avec la ramification de l'inflorescence on est sur la trace de phénomènes très intéressants. C'est e.a. le cas pour les Plantaginacées, où l'inflorescence est racémeuse et les feuilles semblent être palminerves. C'est en comparant les autres espèces avec des feuilles lobées que Gaisberg conclut que la feuille de *Plantago* n'a pas de limbe, mais ne se compose que d'une nervure médiane dilatée. (Troll, 1935, p. 434; Pilger, p. 6). Il faut donc expliquer les nerfs parallèles de cette feuille comme étant des dédoublements d'un nerf central, comme on explique les quatre longues étamines des Crucifères par un dédoublement de deux, ainsi que les quatre pétales. Les idées dédoublement et concrescence (par exemple chez la corolle des sympétales) dans la morphologie ne doivent surtout pas être prises dans un sens dynamique. Il n'y a pas question de partage ou de fusion matérielle et il est inutile de vouloir chercher cela dans l'ontogénie. On pourrait peut-être mieux le décrire comme suite: là où il y a chez une espèce une chose, il y en a deux chez l'autre, de sorte que l'une est homologue avec les deux autres. En effet la nature ne compte pas ses formes et celui qui veut comprendre la morphologie doit se défaire de toute conception quantitative. Argumenter contre cela n'a aucun sens: la nature fait ce qu'elle veut et quand nous regardons nous devons admettre les faits que nous voyons. C'est ainsi que se divisent les cellules, les chromosomes et les autres organes de la plante et à chaque division ne naissent pas deux moitiés comme on supposerait d'un point de vue mathématique, mais deux entiers. La croissance est partout, c'est un postulat des êtres vivants que nous éliminons en étudiant leurs principes formatives. La morphologie fait abstraction de toute quantité et de toute matière pour se concentrer sur le plan de construction; elle est donc „idéalistique".

La feuille est une unité morphologique, c'est là une des „idées" de la plante. Gaine, pétiole, limbe ne sont apparemment pas à séparer toujours, ainsi que l'ovaire, le style ou stylodium et le stigmate. A la base peut se développer une gaine ou une paire de stipules, latérales ou intravaginales. La question si les gaines doivent être dérivées de stipules ou le contraire reste morphologiquement irré-

solue (Arber, Glück). Ce qui du point de vue de la phylogénèse a été le premier, l'oeuf ou la poule, on ne le sait pas.

Il en est de même pour la question suivante: les pétales sont elles originaires des étamines ou est-ce le contraire? (Goethe, A. P. de Candolle, 1813, voir Troll, 1927). La question, comment les Angiospermes ont obtenu leurs unités feuille, tige et racine est d'un ordre qui surpasse le sujet de cet article. Qu'il soit plus proche de sa solution par la comparaison des tissus, comme croyait Saunders dans sa théorie de „leaf-skin", est d'avance improbable. La structure anatomique ne se soucie ordinairement pas beaucoup de la morphologie. Pour autant que je sache (voir Wilson et Just) l'étude anatomique de la fleur n'a jamais apporté une nouvelle lumière sur des problèmes obscures au morphologue, bien qu'on doive apprécier le stimulant que cette étude paraît exercer sur le botaniste moderne.

LITTÉRATURE.

Albertus Magnus, Historia naturalis pars XVIII: De vegetabilibus libri VII, editio critica ab Ern. Meyero et C. Jessen. Berolini, 1867.

Ambrosius, Sancti Ambrosii Mediolanensis episcopi opera. Lutetiae Parisiorum, 1661.

——, Ausgewählte Schriften aus dem lateinischen übersetzt von J. E. Niederhuber. (Bibliothek der Kirchenväter) I, 1914.

Arber, A., Monocotyledons, a morphological study. Cambridge, 1925.

Basilius, Basilii opera omnia ed. J. Garnierus, vol. I. Parisiis, 1721.

——, Basilius Magnus. Uebersetzung aus dem griechischen von A. Stegmann. (Bibliothek der Kirchenväter). 1925.

Bessey, C. E., The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Miss. Bot. Gard. 2, p. 109—164. 1915.

Bodaeus a Stapel, J., Theophrasti Eresii de historia plantarum libri decem graece et latine. Amstelodami, 1644.

Boissier de la Croix de Sauvages, P. A., Projet d'une méthode sur les feuilles. Montpellier, 1743.

——, Methodus foliorum seu plantae florae Monspeliensis, juxta foliorum originem, ad juvandam specierum cognitionem digestae. Hagae comitum, 1751.

Candolle, A. P. de, Theorie élémentaire de la botanique. Paris, 1813.

Carus, C. G., Grundzüge allgemeiner Naturbetrachtung. 1824. (J. W. von Goethe, Zur Naturwissenschaft überhaupt besonders zur Morphologie II, 4).

Clos, D., Des stipules et de leur rôle à l'inflorescence et dans la fleur. Mém. Acad. Sci. Toulouse VII, 10 (1878), p. 201—317.

——, De la part des stipules à l'inflorescence et dans la fleur. Comptes Rendus Ac. 87 (1878), p. 305—306.

Clos, D., Des stipules considérées au point de vue morphologique. Bull. Soc. Bot. de Fr. 26 (1879), p. 151—155.
——, Indépendance, developpement, anomalies des stipules. Bull. Soc. Bot. de Fr. 26 (1879), p. 189—193.
Colomb, G., Recherches sur les stipules. Ann. Sc. Nat. VII, 6 (1887), p. 1—76.
Eichler, A. W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Diss. Marburg, 1861.
Fothergill, W. E., On the leaves of the climbing plants. Trans. Edinb. Bot. Soc. 17, p. 309—311.
Gaisberg, E. v., Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien. Flora 115, p. 177. 1922.
Glück, H., Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Verh. Heidelb. Nat.hist. med. Ver. N.F. 8, p. 1—96. 1901.
——, Blatt- und Blütenmorphologische Studien. 1919.
Goebel, K. v., Organographie der Pflanzen. Jena, 1898; 2te Auflage. 1923.
——, Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Biol. Centr. 25. 1905.
——, Gesetzmässigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abhandl. Heft 1. Jena, 1922.
Goethe, J. W. v., Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha, 1790. (W. Troll, 1926, p. 127—186).
Habenicht, B., Die analytische Form der Blätter. Quedlinburg, 1895.
——, Beiträge zur mathematischen Begründung einer Morphologie der Blätter. Berlin, 1905.
Hallier, H., Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. New Phytol. IV, p. 151—162. 1905.
Hansgirg, A., Phyllobiologie. 1903.
Heidenhain, M., Ueber die Spaltungsgesetze der Blätter. Verh. Anat. Ges. Tüb., Ergänzungsheft Anat. Anz. 67, p. 3—9. 1929.
——, Ein vorläufiger Bericht über die Spaltungsgesetze der Blätter. Zeitschr. f. Anat. u. Entw.gesch. 90, p. 153—177. 1929.
——, Die Spaltungsgesetze der Blätter. Jena, 1932.
Heister, L., De foliorum utilitate in constituendis plantarum generibus iisdemque facile cognoscendis. Helmstad, 1732.
Hort, A., Theophrastus' Enquiry into plants. London, 1916.
Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben, 2te Aufl. 1898.
Lindman, C. A. M., Zur Morphologie und Biologie einiger Blätter und belaubter Sprosse. Bih. K. Sv. Vet. Akad. Handl. 25, III, nr. 4.
Lobel, M. de, Plantarum seu stirpium historia. Antverpiae, 1576.
Lubbock, J., On stipules, their form and function. Journ. Linn. Soc. 28 (1890), p. 217—243 & 30 (1894), p. 463—532.
Meyer, A., Logik der Morphologie. Berlin, 1926.
——, Das Wesen der idealistischen Biologie und ihre Beziehungen zur modernen Biologie. Arch. f. Gesch. d. Mathem., etc. 11, p. 149—178. 1928.
——, Das Wesen der antiken Naturwissenschaft mit besonderer Berücksichtigung des Aristotelismus in der modernen Biologie. Südh. Arch. Gesch. Med. 22, p. 1—23. 1929.
——, Goethes Naturerkenntnis, ihre Voraussetzung in der Antike, ihre Krönung durch Carus. Jahrb. freien D. Hochstifts 1929, p. 196—233.
——, Organisationsformen der Forschung seit der Renaissance und ihre gegenwärtige Hauptprobleme. Forschungsinstitute, ihre Gesch., Organisation und Ziele. Hamburg, 1930, p. 1—16.
Niederhuber, J. E., cf. Ambrosius, 1914.
Pilger, R., Plantaginaceae in Englers Pflanzenreich. Berlin, 1937.

Potonié, H., Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaeontologie. Jena, 1912.
Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. Bot. Inst. Würzburg. Leipzig, 1882.
Saunders, E. R., The leaf-skin theory of the stem. Ann. Bot. 36 (1922), p. 135—165.
Schenck, H., Beiträge zur Biologie der Lianen. Schimpers Bot. Mitt. aus den Tropen, Heft 4. 1892.
Seybold, A., Untersuchungen über die Formgestaltung der Blätter der Angiospermen. Bibl. Genetica. 12. Leipzig, 1927.
Shreve, F., The direct effect of rainfall on hygrophilous vegetation. Journ. Ecol. 2 (1914), p. 82—98.
Sinnott, E. W. and I. W. Bailey, Nodal anatomy and the morphology of stipules. Am. J. of Bot. 1 (1914), p. 441—453.
Stahl, E., Regenfall und Blattgestalt. Ann. Jard. Buit. 11 (1893), p. 68—182.
Stegmann, A., cf. Basilius, 1925.
Strömberg, Theophrastea, Studien zur botanischen Begriffsbildung. Göteb. kungl. Vet. Handl. 5te Följden, Ser. A. Vol. 6, nr. 4. Göteborg, 1937.
Theophrastus, c.f. Bodaeus a Stapel, 1644 & Hort., 1916.
Trécul, A., Mémoire sur la formation des feuilles. Ann. Sc. Nat. 3. sér. Bot. 20 (1853), p. 235.
Troll, W., Gestalt und Gesetz. Flora N.F. 18—19 (1925).
——, Goethes morphologische Schriften. Jena, 1926, p. 1—104.
——, Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin, 1928, p. 1—51.
——, Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter. Flora 122 (1927), p. 57—75.
——, Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta 17 (1932), p. 153—314.
——, Blatt. Handw. Naturw. 2te Aufl. I, p. 1026—1056. 1931.
——, Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. Nova Acta Leop. N.F. 2, heft 3—4, nr. 4, p. 315—455. 1935.
Tyler, A. A., The nature and origin of stipules. Ann. N.Y. Ac. Sc. 10 (1897), p. 1—49.
Uittien, H., Ueber den Zusammenhang zwischen Blattnervatur und Sprossverzweigung. Rec. Trav. Bot. néerl. 25 (1928), p. 390—483 (1929).
Veh, R. v., Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem. Flora N.F. 25 (1930), p. 83—154.
Velenovsky, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I—IV. Prag, 1905—1910.
Wilson, C. L. and T. Just, The morphology of the flower. Bot. Rev. 5 (1939), p. 97—131.